

文献综述

A Review

光调控花青素苷合成及呈色的机理

唐杏姣[✉], 戴思兰[✉]

北京林业大学园林学院, 国家园林花卉工程技术中心, 北京, 100083

✉ 通讯作者: silandai@gmail.com ✉ 作者

分子植物育种, 2011年, 第9卷, 第37篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0037

收稿日期: 2010年12月30日

接受日期: 2011年02月28日

发表日期: 2011年04月01日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式:

唐杏姣等, 2011, 光调控花青素苷合成及呈色的机理, 分子植物育种 Vol.9 No.37 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0037)

摘要 花青素苷是存在于高等植物花朵、果实和叶片中的主要色素。花青素苷合成与积累受温度、光等外在环境因子和植物自身营养状况、发育阶段等内在因子共同调控。光是植物生长发育重要的环境因子, 也是刺激植物花朵和叶片合成与积累花青素苷的重要环境因子。光信号通过激活花青素苷合成途径上相关基因的表达直接或者间接地调控花青素苷的合成与积累。本文综合已有的研究, 集中讨论光调控过程中涉及到的信号转导, 以及光周期、光强和光质对植物中花青素苷合成途径的影响, 以期揭示光对花青素苷合成途径的调控机理研究和花青素苷代谢工程的实际应用提供参考。

关键词 光周期; 光强; 光质; 花青素苷合成

Light Regulation of Anthocyanin Synthesis and Coloration

Tang Xingjiao[✉], Dai Silan[✉]

College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing, 100083, P.R. China

✉ Corresponding author, silandai@gmail.com; ✉ Authors

Abstract Anthocyanins is the main pigment in flowers, fruits, and leaves of higher plants. Anthocyanin synthesis and accumulation is controlled by extrinsic environmental factors, such as temperature, light, and developmental stages. Light is one of the most important environmental factors to plant growth and development. Light stimulates anthocyanin synthesis and accumulation in plant flowers and leaves. Optical signal regulates the anthocyanin synthesis and accumulation by activating of related genes expression for anthocyanin biosynthesis. In order to provide reference for researches on light regulation of anthocyanin synthesis pathway and anthocyanin metabolic engineering, the authors discuss the effects of photoperiod, light intensity and light quality on the anthocyanin synthesis in plants intensively.

Keywords Photoperiod; light intensity; light quality; anthocyanin synthesis

研究背景

光作为最重要的环境因子之一, 不仅使植物通过光合作用获得生长能量, 还对植物的各个生长发育过程有着广泛的调节作用。光可以通过信号转导途径调控植物的生长发育、形态建成、开花诱导、生物节律以及代谢产物的生成等多个方面, 同时植物也可以感受光的强度、方向、不同波段以及周期等(Batschauer, 1998)。光对植物发育的调控最终通过对特定基因表达的调控实现(Jaakola and Hohtola, 2010)。

花青素苷(anthocyanin)是一类广泛存在于植物表皮细胞中的水溶性色素, 属于类黄酮化合物, 它是决定高等植物花色的重要色素之一(胡可等,

2010)。随着花瓣的发育, 花青素苷开始合成与积累, 使花瓣呈现从红到蓝、紫等各种颜色(Yoshikazu et al., 2010)。光照直接或者间接地通过信号传导途径激活花青素苷合成途径上相关基因的表达, 促使植物体内合成相关酶, 从而合成并积累花青素苷(Hartmann et al., 2005)。光调控青素苷合成和积累在营养器官, 如幼苗、种子和细胞培养物(Hartmann et al., 1998)以及和许多园艺植物的花瓣和果实如矮牵牛(*Petunia hybrida*)、月季(*Rosa chinensis*)和苹果(*Malus pumila*)中都有相关的研究(Moscovici et al., 1996; Biran and Halevy, 1974; Dong et al., 1998)。本文总结了光照对植物花青素苷合成与积累的调控方面的研究进展。

1 光受体与光信号转导途径对花青素苷合成途径的调控

1.1 植物感受光照调控的光受体

在植物的生长发育过程中, 许多过程都要受到光的影响, 如种子萌发、去黄化、开花和次生代谢物的形成等都需要光的诱导。植物在进化过程中, 形成了对不同光质、光强和方向的感应(Batschaue, 1998)。植物通过不同的光受体(photoreceptor)感受光信号, 通过信息传导途径, 激发生长发育的各种反应(王小菁和王曼, 2003)。

高等植物主要存在三类光受体, 不同植物的光受体不同。红光和远红光的光受体是光敏色素(phytochrome), 波长范围600 nm–750 nm (马月萍和戴思兰, 2007); 蓝光和UV-A的光受体是隐花色素(cryptochrome, CRY)和趋光素, 波长范围320 nm–500 nm; 吸收蓝光/UV-A甚至绿光的为向光色素(phototropin)。还可能存在尚未被鉴定的吸收UV-B的UV-B受体(王静和王艇, 2007)。

光敏色素是最早发现的光受体, 对红光和远红光极其敏感, 参与了光暗交互循环的同步昼夜节律生物钟(王静和王艇, 2007)。在拟南芥中分离到了5个光敏色素, 可以分为: 光敏色素 I 和 II 两类(程海燕和李德红, 2010)。隐花色素是一种黄素蛋白受体, 分为隐花色素1(Cry1)、隐花色素2(Cry2)、隐花色素3(Cry3)三类, 涉及植物体的许多发育和生物节律信号传递途径(程海燕和李德红, 2010)。拟南芥中还分离到了编码的CRY蛋白的*cry1*、*cry2*和*cry3*基因。对拟南芥CRY1缺失的突变体*by4*的研究表明, 隐花色素1(*cry1*)是蓝光诱导花色素苷积累的主要光受体(王曼和王小菁, 2004; 2008)。姜娜娜在番茄不同品种(野生番茄, MoneyMaker)中过量表达CRY1基因及GUS::CCT1、GUS::CCT2融合基因, 发现与对照植株相比, 转基因番茄的花青素含量提高1.7~3.2倍。

对矮牵牛和月季的研究发现, 矮牵牛和月季的叶片是感受光信号的器官, 然后将信号传导至花部器官, 激活花青素苷合成通路(Moscovici et al., 1996; Biran and Halevy, 1974)。而对非洲菊(*Gerbera hybrid*)和菊花(*Chrysanthemum Morifolium*)的花序进行遮光, 结果表明舌状花着色受抑制, 这说明光是菊花和非洲菊花青素苷合成途径非常重要的因子, 且花瓣自身可以作为感受光信号的位点(Meng et al., 2004;

胡可, 2010)。

1.2 光调控花青素苷合成途径中的信号转导途径

光通过信号转导途径直接或间接地调节相关酶基因表达的过程。红光的信号转导过程研究得较为深入, 而蓝光的信号转导的详细分子机理尚不清楚(程海燕和李德红, 2010)。许多研究显示, 光的调控作用涉及到植物如何感受光信号以及如何进一步调控相关基因的表达。红光的光受体——光敏色素接受光信号后, 一方面自身发生磷酸化, 同时还使得其他蛋白因子磷酸化, 并将此信号传递给下游的信号传导组分, 最终诱导相关基因的表达(程海燕和李德红, 2010)。光敏色素对基因表达的调控大都在转录水平上进行(童哲等, 2000), 通过转录因子和关键基因启动子区域的顺式元件相互作用来调控基因的转录。对拟南芥各个器官花青素合成关键基因表达的研究发现, *CHS*、*CHI*、*F3H*和*FLS*的表达都受光诱导, 这些结构基因的启动子区域含有MRE和ACE这两个共有的顺式作用元件。在光诱导下, 这两个顺式作用元件通过与反式作用因子相互作用, 激活基因表达(Hartmann et al., 2005)。非洲菊(Meng et al., 2004)和菊花(胡可, 2010)的*DFR*和*MYB*的表达同时受光的调控, 非洲菊的*DFR*启动子区也具有MYB识别元件(Paula et al., 2003); 苹果的*DFR*和*ANS*基因启动子序列中也具有光响应元件(Ban et al., 2007)。在白光诱导下, 拟南芥幼苗中PAP1 (MYB类转录因子)和TT8 (bHLH类转录因子)的表达水平都随着光照时间延长而增强, *CHS*、*F3H*和*DFR*等花青素合成关键酶的基因表达水平也相应增强(Cominelli et al., 2008)。将发育第一阶段的菊花花序进行黑暗处理后, 菊花舌状花中*MYB*的表达受抑制, *WD40*的表达下调, 且*F3H*、*DFR*、*ANS*等基因的表达均受抑制。因此调节基因*MYB*的表达受光调控, 且其编码的转录因子通过与结构基因的启动子结合, 共同响应光信号, 并调节结构基因的表达量(胡可, 2010)。对圆叶牵牛(*Ipomoea purpurea*)整个开花过程的环境因子进行研究, 发现UV强度会影响影响圆叶牵牛花瓣中的花青素苷含量, 上调花青素苷合成途径中的基因表达, 且修饰花青素苷转录水平。作者提出UV对花青素苷合成途径的转录水平的调控可能通过*myb1*转录因子实现(Lu et al., 2009)。

2光对花青素苷积累和相关基因表达的影响

2.1光周期对花青素苷积累的影响

许多研究表明, 花青素苷合成和积累是由环境因子如光、温度和内部因子如营养、激素和花发育阶段共同调节的(David, 2000)。光周期条件影响植物的生长和发育, 也影响植物的次生代谢产物合成(Jaakola and Hohtola, 2010), 一些植物花瓣中花青素苷合成受光周期条件控制(Taylor, 1965)。

研究发现, 花青素苷含量容易受光照时长的影响。Carvalho等(2010)检测了在16 h和8 h光照条件下生长了30天的甘薯(*Ipomoea batatas*)叶片, 其中16 h生长条件下的甘薯叶片中积累了大量类黄酮合成途径中结构基因的转录本, 并积累了大量花青素苷和黄酮醇。Camm等(1993)研究了处于两种不同日照时长下的扭叶松(*Pinus contorta*)幼苗中花青素苷、原花青素和黄烷-3-醇的积累。幼苗在短日照(10 h)或者长日照(14 h~15.5 h)条件下生长4周, 随后所有幼苗都在自然时长下生长15周, 接着在3℃时黑暗处理2个月。结果表明, 在短日照处理下的幼苗, 其花青素苷的积累显著低于长日照处理下的含量, 而原花青素和黄烷-3-醇不同时长处理之间的差异较小。关于紫色和红色土豆(*Solanum tuberosum*)的研究也表明, 在长日照条件下(14 h~15 h)土豆中的花青素苷含量比短日照(12 h~14 h)条件下的含量要高。但是, 土豆块根没有直接暴露于光下, 这表明光对花青素苷积累是间接的作用。但是长日照条件下的温度比短日照条件下低6℃~9℃ (Reyes et al., 2004)。

光周期同样影响花青素苷合成途径中结构基因和调节基因的表达(Jaakola and Hohtola, 2010)。在矮牵牛开花早期, 光对*CHS*基因的表达非常重要, *CHS*的转录随着在光照和黑暗周期呈现波动起伏, 这种波动受每日的光信号而不是内源生物钟所调控。光的作用是积累性的, *CHS* mRNA的含量在每日光照末期达到最大。开花后期, *CHS*转录受光影响轻微, 且不随光照和黑暗周期波动(Katza and weiss D., 1998)。张华磊(2009)的研究发现苹果成熟过程中, *MdMYB1*与*MdDFR*和*MdUFGT*结构基因的表达和花青素含量都受光诱导, 随着光照时间的增加, 三个基因表达量升高, 其表达模式一致, 呈共表达的趋势, 花青素含量递增, 进而促进果实着色。

2.2光强对花青素苷积累和相关基因表达的影响

光照强度对许多植物类黄酮化合物如黄酮、黄酮醇和花青素苷的合成具有很大影响(David, 2000)。在植物开花阶段和花青素苷积累的阶段, 不同的光照强度对花青素苷合成途径的相关结构基因和调节基因的表达进行调控, 进而调控整个花青素苷合成途径(Jaakola and Hohtola, 2010)。

在各种植物花朵和果实中的研究表明, 弱光和黑暗会降低花青素苷的含量, 并下调或抑制相关基因的表达(胡可等, 2010)。但是在不同物种中, 此过程与花发育的关系不尽相同。在苹果的花芽伸出前, 阻断UV或者黑暗处理能降低花青素苷合成基因的表达, 最终使花色变浅(阻断UV)或者变成纯白(黑暗处理)。且颜色变浅的花瓣再接受光照诱导, 也不能再积累花青素苷(Dong et al., 1998)。非洲菊的舌状小花在发育第一阶段时遮光处理, 花序发育和花青素苷着色均被抑制; 离体培养的花序实验也得到相似的结果(Meng et al., 2004)。这表明在非洲菊发育过程与花青素苷合成与呈色过程紧密相连。胡可(2010)对处于发育第一阶段的菊花花序进行遮光处理后, 花色明显变浅, 但花发育过程并未受到抑制。这表明菊花的花瓣着色依赖光照, 但与花发育过程并无紧密联系。对菊花的花序进行黑暗处理, *F3H*、*DFR*、*ANS*和*MYB*的表达被完全抑制, *CHI*和*F3'H*表达极弱, *CHS*和*WD40*的表达丰度明显下调(胡可, 2010)。在亚洲百合(*Lilium Asiatic Hybrids*)中, 与花青素苷合成相关的调节基因*LhbHHLH1*和*LhbHHLH2*在受光照2天后表达量达到高峰, 黑暗处理会下调*LhbHHLH2*表达, 但是不影响*LhbHHLH1*表达。黑暗处理时, 百合中的*LhDFR*基因表达量和花青素苷含量也下降(Nakatsuka et al., 2009)。

处于强光条件时, 花青素苷合成相关基因的表达量上调, 且植物体中花青素苷含量增加。强光条件下花青素苷含量的增加, 主要功能是光吸收或抗氧化作用(Hughes, 2005)。野生拟南芥在强光条件下, *CHS*、*CHI*、*F3H*、*F3'H*、*LDOX*、*TT8*、*GL3*和*EGL3*的转录水平上调(Teruyuki et al., 2009)。胡海姿等(2007)研究了14种金叶植物, 在强光下叶色金黄, 弱光下叶绿素含量增加, 叶色转变为黄绿。对甘薯的研究发现, 强光下甘薯块根中的花青素苷含量增加, 且将提取的花青素苷补充到花青素苷合成

途径双突变体(tt3tt4)的拟南芥中, 发现体内和体外的花青素苷都可以减轻直接或间接强光胁迫引起的拟南芥光合器官和DNA的氧化损伤(Zeng et al., 2010)。银河草(*Galax urceolata*)的叶子在冬季由绿变红, 体内积累的花青素苷主要行使光吸收和抗氧化功能(Hughes, 2005)。而对强光下的四季海棠(*Begonia semperflorens*)的研究表明, 其体内的花青素苷主要是行使光吸收而非抗氧化的功能(Zhang et al., 2010)。

2.3 光质对花青素苷积累和相关基因表达的影响

光质对花青素苷的合成与积累起着关键作用, 不同的光质对花青素苷合成相关基因的调控效果不同(David, 2000)。UV-B、蓝光、白光、远红光、红光都能在不同程度上影响拟南芥幼苗花青素苷积累, 其中蓝光、UV-B的诱导效应最明显, 白光、远红光次之, 红光最弱(陈大清, 2002)。陈静等(2004)等采用具有不同红光/远红光比例的硫灯或氙灯(前者为1.5, 后者为1)照射下生长的番茄幼苗叶片, 结果发现, 硫灯照射下幼苗能正常合成花青素, 氙灯照射下生长的番茄幼苗叶片中花青素含量仅为前者的1/9, 而黄酮醇总量没有显著差异。陈强(2009)用红光、蓝光和红蓝光组合以及白光处理番茄(*Lycopersicon esculentum*)果实, 发现红光处理时番茄红素显著高于对照和其他处理, 蓝光处理下番茄果实花青素、类黄酮、类胡萝卜素及叶绿素含量均显著增高; 红蓝组合光处理能够在一定程度上促进花青素的生成, 抑制类黄酮的合成。对非洲菊舌状花的研究发现, 蓝光能提高舌状花*CHS*和*DFR*的基因表达, 红光能提高*CHS*的基因表达(Meng et al., 2004)。对拟南芥突变体*by4*和野生型采用蓝光处理, 发现花色素苷积累随蓝光强度的增加和照光时间的延长而上升(王曼和王小菁, 2004)。

高山地区的花卉一般颜色更鲜艳更深, 蓝紫色花卉也更多, 这可能与紫外线强度较大有关。紫外线是自然光的一部分, 对花青素苷的积累有促进作用(白新祥和戴思兰, 2004)。紫外线中的UV-B波段是大多数植物花朵花青素苷呈色所必需的(Dong et al., 1998)。在UV-B照射后莴苣叶片从绿色变成红色, 叶片中*CHS*、*DFR*、*F3H*的表达水平上调, 在红色叶片中许多转录因子的表达也上调(Park et al., 2007)。UV-B和低温处理能提高苹果表皮中花青素

苷积累, 提高*CHS*、*ANS*和*UFGT*到表达(Benjamin et al., 2006)。Fuglevand等(1996)研究发现, 蓝光与UV-A、UV-B协同作用诱导*CHS*表达, 蓝光与UV-B、UV-A与UV-B对*CHS*表达的协同诱导比它们分别单独诱导时的效果明显增强。

3 问题及展望

花青素苷是高度植物体内主要的色素物质, 它使得观赏植物具有多彩的花色和叶色。很多研究工作从分子方面解析了花青素苷合成途径, 已经在很多物种中分离得到编码关键酶的结构基因和调节基因, 构建了花青素苷合成途径的研究网络, 并采用基因工程的方法实现了许多观赏植物的花色改良(Yoshikazu et al., 2010)。光是植物生长发育重要的环境因子, 也是植物花色和叶色中花青素苷合成与积累的重要环境因子(Dong et al., 1998; Meng et al., 2004; 胡可等, 2010)。光照对花青素苷合成与呈色的调控研究目前多集中在一些模式植物和作物中, 对光如何影响观赏植物花瓣着色和花青素苷合成方面的研究比较少。光可能启动了光敏色素等信号传导途径, 并将信号进一步传递到下游, 再通过影响转录因子的蛋白稳定性和/或表达水平, 调控花青素合成结构基因的表达(David, 2000)。但是目前对于不同组织发育过程中响应光因子的信号如何传递到转录因子的过程尚未得到充分研究, 整个花青素苷合成的转录因子网络如何相互作用和协调, 以及转录因子复合体如何进行对结构基因的调控仍是花色研究中的热点和难点, 这些问题的研究对于理解花青素苷合成途径的调控机理以及开展花色改良的分子育种具有重要理论和实际意义。

作者贡献

唐杏姣、戴思兰是本研究的实验设计和实验研究的执行人; 唐杏姣完成数据分析, 论文初稿的写作; 参与实验设计, 试验结果分析; 戴思兰是项目的构思者及负责人, 指导实验设计, 数据分析, 论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本项研究工作得到国家自然科学基金项目(项目编号: 31071823和30871726)、中国科学院方向性项目(项目编号: KSCX2-YW-N-043)及高等学校博士学科点专项科研基金(20070022009)项目共同资助。

参考文献

- Bai X.X., and Dai S.L., 2004, Blue flower ornamental plants and landscape application, In: Zhang Q.X., Advances in Ornamental Horticulture, Chinese Forestry Press, Beijing, pp.69-75 (白新祥, 戴思兰, 2004, 蓝色花观赏植物及其在园林中的应用, 张启翔, 中国观赏园艺研究进展, 北京: 中国林业出版社, pp.69-75)
- Ban Y., Honda C., Hatsuyama Y., Igarashi M., Bessho H., and Moriguchi T., 2007, Isolation and functional analysis of a MYB transcription factor gene that is a key regulator for the development of red coloration in apple skin, *Plant Cell Physiol.*, 48(7): 958-970
- Batschauer A., 1998, Photoreceptors of higher plants, *Planta*, 206: 479-492
- Benjamin E.U., Chikako H., Hideo B., Satoru K., Masato W., Shozo K., and Takaya M., 2006, Expression analysis of anthocyanin biosynthetic genes in apple skin: Effect of UV-B and temperature, *Plant Science*, 170(3): 571-578
- Biran I., and Halevy A.H., 1974, Effects of varying light intensities and temperature treatments applied to whole plants, or locally to leaves or flower buds, on growth and pigmentation of *Baccara* roses, *Physiologia Plantarum*, 31(3): 175-179
- Camm E.L., McCallum J., Leaf E., and Koupai-Abyazani M.R., 1993, Cold-induced purpling of *Pinus conorta* seedlings depends on previous daylength treatment, *Plant Cell and Environment*, 16: 761-764
- Carvalho I.S., Cavaco T., Carvalho L.M., and Duque P., 2010, Effect of photoperiod on flavonoid pathway activity in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) leaves, *Food Chemistry*, 118:384-390
- Chen D.Q., 2004, Effects of light and kinetin on photomorphogenesis in *Arabidopsis* Seedlings, Dissertation for Ph.D., College of Life Science, South China Normal University, Supervisor: Pan R.C., Wang X.J., pp.78-79 (陈大清, 2004, 不同光质和激动素对拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)幼苗光形态建成影响的研究, 博士学位论文, 华南师范大学生命科学院, 导师: 潘瑞炽, 王小菁, pp.78-79)
- Chen H.Y., and Li D.H., 2010, Progress in effects of light, saccharide and hormones on the anthocyanin synthesis and accumulation in plants, *Subtropical Plant Science*, 39(3): 82-86 (程海燕, 李德红, 2010, 光、糖与激素影响植物花色苷合成与积累的研究进展, 亚热带植物科学, 39(3): 82-86)
- Chen J., Chen Q.L., Wen J., Chen Z.H., and Xun C.H., 2004, anthocyanidin synthesis in tomato seedling leaves, *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 24(10): 1773-1778 (陈静, 陈启林, 翁俊, 刘源, 程智慧, 徐春和, 2004, 不同红光/远红光比例(R/FR)的光照影响番茄幼苗叶片中花青素合成的研究, 西北植物学报, 24(10): 1773-1778)
- Chen Q., 2009, Effect of different light emitting diode sources on tomato physiological characteristics and fruit quality during the process of color-changed, Thesis for M.S., College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agriculture University, Supervisor: Liu S.Q., pp.40-45 (陈强, 2009, 不同 LED 光源对番茄果实转色过程中生理特性及果实品质的影响, 硕士学位论文, 山东农业大学园艺科学与工程学院, 导师: 刘世琦, pp.40-45)
- Cominelli E., Gusmaroli G., Allegra D., Galbiati M., Wade H K., Jenkins G.I., and Tonelli C., 2008, Expression analysis of anthocyanin regulatory genes in response to different light qualities in *Arabidopsis thaliana*, *Journal of Plant Physiology*, 165(8): 886-894
- David W., 2000, Regulation of flower pigmentation and growth: Multiple signaling pathways control anthocyanin synthesis in expanding petals, *Physiologia Plantarum*, 110(2): 152-157
- Dong Y.H., Beuning L., Davies K., Mitra D., Morris B., and Kootstra A., 1998, Expression of pigmentation genes and photo-regulation of anthocyanin biosynthesis in developing royal gala apple flowers, *Australian Journal of Plant Physiology*, 25(2): 245-252
- Fuglevand G., Jackson J.A., and Jenkins G.I., 1996, UV-A and blue light signal transduction pathways interact synergistically to regulate chalcone synthase gene expression in *Arabidopsis*, *The Plant Cell*, 8: 2347-2357
- Hartmann U., Sagasser M., Mehrtens F., Stracke R., and Weisshaar B., 2005, Differential combinatorial interactions of cis-acting elements recognized by R2R3-MYB, BZIP, and BHLH factors control light-responsive and tissue-specific activation of phenylpropanoid biosynthesis genes, *Plant Molecular Biology*, 57(2): 155-171
- Hartmann U., Valentine W.J., Christie J.M., Hays J., Jenkins G.I., and Weisshaar B., 1998, Identification of UV/blue light-response elements in the *Arabidopsis thaliana* chalcone synthase promoter using a homologous protoplast transient expression system, *Plant Molecular Biology*, 36(5): 741-754

- Hu H.Z., Zhang R., Shang A.Q., Zhao L.J., and Lu Z.M., 2007, Response of pigment content of golden-leaf plants to light intensity, *Acts Horticulturae Sinica*, 34(3): 717-722 (胡海姿, 张睿, 尚爱芹, 赵梁军, 陆志敏, 2007, 金叶植物色素含量对光强的响应, *园艺学报*, 34(3): 717-722)
- Hu K., 2010, Expression of genes on anthocyanin biosynthesis pathway control flower coloration in chrysanthemum and cineraria, Dissertation for Ph.D., College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Supervisor: Dai S.L., pp.75-84 (胡可, 2010, 花青素苷合成途径中结构基因的表达对菊花和瓜叶菊花色的影响, 博士学位论文, 北京林业大学园林学院, 导师: 戴思兰, pp.75-84)
- Hu K., Han K.T., and Dai S.L., 2010, Regulation of plant anthocyanin synthesis and pigmentation by environmental factors, *Chinese Bulletin of Botany*, 45(3): 307-317 (胡可, 韩科厅, 戴思兰, 2010, 环境因子调控植物花青素苷合成及呈色的机理, *植物学报*, 45(3): 307-317)
- Hughes N.M., Neufeld H.S., and Burkey K.O., 2005, Functional role of anthocyanins in high-light winter leaves of the evergreen herb *Galax urceolata*, *New Phytologist*, 168(3): 575-587
- Jaakola L., and Hohtola A., 2010, Effect of latitude on flavonoid biosynthesis in plants, *Plant, Cell and Environment*, 33: 1239-1248
- Jiang N.N., 2008, Increasing carotenoid content in tomato by over expressing cryptochrome, Thesis for M.S., College of Life Science, Shandong Normal University, Supervisor: Bi Y.P., Wang X.J., pp.40-41 (姜娜娜, 2008, 过量表达隐花色素基因提高番茄类胡萝卜素含量的研究, 硕士论文, 山东师范大学生命科学学院, 导师: 毕玉平, 王兴军, pp.40-41)
- Katza A., and weiss D., 1998, photocontrol of *chs* gene expression in petunia flowers, *Physiol. Plant*, 102(2): 210-216
- Lu Y.Q., Du J., Tang J.Y., Wang F., Zhang J., Huang J.X., Liang W.F., and Wang L.S., 2009, Environmental regulation of floral anthocyanin synthesis in *Ipomoea purpurea*, 18(18): 3857-3871
- Ma Y.P., and Dai S.L., 2007, Research progress in the molecular mechanisms of flowering in higher plants, *Molecular Plant Breeding*, 5(6): 21-28 (马月萍, 戴思兰, 2007, 高等植物成花分子机理的研究进展, *分子植物育种*, 5(6): 21-28)
- Meng X., Xing T., and Wang X., 2004, The role of light in the regulation of anthocyanin accumulation in *Gerbera hybrida*, *Plant Growth Regulation*, 44(3): 243-250
- Moscovici S., Moalem-Beno D., and Weiss D., 1996, Leaf-mediated light responses in petunia flowers, *Plant Physiology*, 110(4): 1275-1282
- Nakatsuka A., Yamagishi M., Nakano M., Tasaki K., and Kobayashi N., 2009, Light-induced expression of basic helix-loop-helix genes involved in anthocyanin biosynthesis in flowers and leaves of Asiatic hybrid lily, *Scientia Horticulturae*, 121(1): 84-91
- Park K.I., Ishikawa N., Morita Y., Choi J.D., Hoshino A., and Iida S., 2007, A *bHLH* regulatory gene in the common morning glory, *Ipomoea purpurea*, controls anthocyanin biosynthesis in flowers, proanthocyanidin and phytomelanin pigmentation in seeds, and seed trichome formation, *The Plant Journal*, 49(4): 641-654
- Paula E., Anne U., Merja M., Victor A. A., Roosa A.E.L., and Teemu H.T., 2003, Activation of anthocyanin biosynthesis in gerbera hybrida (Asteraceae) suggests conserved protein-protein and protein-promoter interactions between the anciently diverged monocots and eudicots, *Plant Physiology*, 133(4): 1831-1842
- Reyes L.F., Miller J.C., and Cisneros-Zevallos L., 2004, Environmental conditions influence the content and yield of anthocyanins and total phenolics in purple- and red-flesh potatoes during tuber development, *American Journal of Potato Research*, 81: 187-193
- Taylor A.O., 1965, Some effects of photoperiod in the biosynthesis of phenylpropane derivatives in xanthium, *Plant Physiology*, 40: 273-280
- Teruyuki M., Yusuke K., Takanori M., Ayako N.Y., Yukinori Y., and Shigeru S., 2009, Protective effect of supplemental anthocyanins on *Arabidopsis* leaves under high light, *Plant Cell Physiol.*, 50(12): 2210-2222
- Tong Z., Zhao Y.J., and Wang T., 2000, Photoreceptors and light-regulated development in plants, *Zhiwu Xuebao (Chinese Bulletin of Botany)*, 42(2): 111-115 (童哲, 赵玉锦, 王台, 2000, 植物的光受体和光控发育研究, *植物学报*, 42(2): 111-115)
- Wang J., and Wang T., 2007, Molecular structure, physiological function and evolution of phytochrome in higher plants, *Zhiwuxue Tongbao (Chinese Bulletin of Botany)*, 24(5): 649-658 (王静, 王艇, 2007, 高等植物光敏色素的分子结构、生理功能和进化特征, *植物学通报*, 24(5): 649-658)
- Wang M., and Wang X.J., 2004, Effects of blue light and sucrose on anthocyanin accumulation and chalcone synthase gene expression in *Arabidopsis*, *Redai Yaredai*

- Zhiwu Xuebao (Journal of Tropical and Subtropical Botany), 12(3): 252-256 (王曼, 王小菁, 2004, 蓝光和蔗糖对拟南芥花色素苷积累和 *CHS* 基因表达的影响, 热带亚热带植物学报, 12(3): 252-256)
- Wang M., Zhagn Y.J., and Wang X.J., 2008, Extracellular Ca²⁺ and cell membrane compmnents involved in anthocyanin accumulation induced by bule light in *Arabidopsis thaliana*, Acta Biophyscida Sinica, 24(6): 452-459 (王曼, 张玉进, 王小菁, 2008, 胞外钙离子以及细胞膜组分参与蓝光诱导拟南芥叶片花色素苷的积累, 生物物理学报, 24(6): 452-459)
- Yoshikazu T., Filippa B., Gianna K., and Mick S.B., 2010, Flower color modification by engineering of the floavonoid biosynthetic pathway: pracitcal perspective, Biosci. Biotechnol. Biochem., 74(9): 1760-1769
- Zeng X.Q., Chow W.S., Su L.J., Peng X.X., and Peng C.L., 2010, Protective effect of supplemental anthocyanins on *Arabidopsis* leaves under high light, Physiologia Plantarum, 138(2): 215-225
- Zhang H.L., 2009, Light-induced genes cloning and expression analysis during apple fruit coloration, Thesis for M.S., College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agriculture University, Supervisor: Hao Y.J., pp.37-40 (张华磊, 2009, 光诱导苹果果实着色相关基因的克隆和表达分析, 硕士毕业论文, 山东农业大学园艺科学与工程学院, 导师: 郝玉金, pp.37-40)
- Zhang K.M., Yu H.J., Shi K., Zhou Y.H., Yu J.Q., and Xia X.J., 2010, Photoprotective roles of anthocyanins in begonia semperflorens, Plant Science, 179(3): 202-208



5thPublisher是一个致力于科学与文化传播的中文出版平台

在5thPublisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量的评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://5th.sophiapublisher.com>